Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt, N. F. Bd. 3, Heft 3: 59–76 — September 1982

Zur Überwinterung der Wasserwanze Plea minutissima LEACH (Heteroptera, Pleidae): Diapause mit Hilfe der Plastronatmung

von

DAMIR KOVAČ

Zusammenfassung: Zwergrückenschwimmer *(Plea minutissima* LEACH) reduzieren bei Temperaturen unter etwa 10 Grad Celsius aktiv ihre Lufthülle und sinken zu Boden, um dort monatelang regungslos den Winter zu verbringen. Die Verkleinerung der Lufthülle hat nicht nur eine hydrostatische Funktion, sondern dient vor allem der Umstellung auf die Plastronatmung. Die Plastronhaare befinden sich ausschließlich auf dem Thorax, die längeren Luftblasenhaare nur auf dem Abdomen. Die Larven überwintern nicht und haben deshalb auch keine Plastronhaare. Die Diapause ist nur im Winter durch eine Temperatursenkung induzierbar und wird bei Sauerstoffmangel oder Temperaturanstieg unterbrochen.

Plea minutissima ist damit bisher das erste Wasserinsekt, bei dem in ein und demselben Entwicklungsstadium ein von äußeren Einflüssen abhängiger Wechsel zwischen Plastron- und Luftblasenatmung festgestellt werden konnte.

Hibernation of the aquatic bug Plea minutissima LEACH (Heteroptera, Pleidae): Plastron respiration as a prerequisite for diapause.

Abstract: European pygmy backswimmers (*Plea minutissima* LEACH) actively reduce their air stores at temperatures lower than approximately 10 degrees Celsius, thus giving up bubble respiration. In winter they sink to the bottom and lie there motionless for months. The reduction of the air store does not only have a hydrostatic function, it also primarily causes the bugs to switch to plastron respiration. The plastron hairs are located exclusively on the thorax, whereas longer hairs serving bubble respiration are only found on the abdomen. Larvae do not hibernate and therefore do not have plastron hairs. Diapause is only induceable in winter by a decline in temperature and is interrupted by a lack of oxygen or a rise in temperature.

Up to now *Plea minutissima* is the first known aquatic insect where a change between bubble and plastron respiration, which is subject to external influences, has been observed within one developmental instar.

1. Allgemeines

Viele Insekten sind in der Lage, zeitweise auftretenden ungünstigen Lebensbedingungen wie Winterkälte, Trockenheit oder Nahrungsmangel durch den Übergang in ein Ruhestadium (Dormanz) auszuweichen. Es werden zwei Formen der Dormanz unterschieden, die grundsätzlich verschieden sind: Quieszenz und Diapause. Die Quieszenz, z.B. Hitze- oder Kältestarre, ist eine Unterbrechung der Entwicklung, die bei unteroptimalen Bedingungen jederzeit und in jedem Stadium auftreten kann und sofort aufhört, wenn sich die Umweltbedingungen ändern, d.h. verbessern.

Die Diapause ist dagegen ein genetisch bedingter Zustand einer gehemmten Entwicklung, die in der Regel streng auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium beschränkt ist und in einer sensiblen Phase induziert wird. Die Induktion der Diapause erfolgt lange vor Eintreten der unteroptimalen Bedingungen und kann auch lange danach wirksam sein. Als Zeitgeber dient meistens die Photoperiode, die von Temperaturschwankungen unabhängig ist. Der Zustand der Diapause ist charakterisiert durch eine sehr starke Senkung des Energiebedarfs, also geringere Atmungsintensität, und Regungslosigkeit. In diesem Zustand bleibt das Insekt in der Lage, Sinnesreize von außen aufzunehmen, und kann sogar koordinierte Bewegungen ausführen (BECK 1980).

Die Vielfalt der verschiedenen Diapausevorgänge bei Insekten führte zu einer Einführung unterteilender Begriffe, die sich darauf beziehen, ob die Diapause fakultativ oder obligat ist und durch welche Faktoren sie induziert oder beendet wird. Die einzelnen Definitionen sind noch recht umstritten (MÜLLER 1970, MANSING 1971, THIELE 1973, BECK 1980).

Land- und Wasserinsekten haben verschieden gelagerte Überwinterungsprobleme zu bewältigen: Bei Landinsekten wird neben der Austrockungsgefahr vor allem die niedrige Temperatur zum Problem, was zur Entwicklung von Kältefestigkeit führt, die nicht mit der Diapause verwechselt werden darf. Bei Wasserinsekten, die einen Luftvorrat mit sich führen, treten Schwierigkeiten mit der Sauerstoffversorgung unter der Eisdecke auf. Dies wird durch die Beobachtung bestätigt, daß nach strengen Wintern häufig tote Wasserkäfer (Dytiscidae, Hydrophilidae) auf der Wasseroberfläche treiben (WESENBURG-LUND 1943). Erwartungsgemäß findet man mehrere Möglichkeiten verwirklicht, dem Sauerstoffmangel zu begegnen:

a) Biotopwechsel: Einige Dytiscidae, vor allem der Gattungen *Rhantus* und *Ilybius*, sowie einige Gyrinidae verlassen im Herbst das Wasser, um an Land zu überwintern (WESENBERG-LUND 1943, GALEWSKI 1964). Viele Wasserkäfer und Wasserwanzen, z.B. *Nepa*, *Ranatra*, Corixidae, versch. Dytiscidae und Hydrophilidae, suchen im Herbst Fließgewässer und pflanzenreiche Weiher

auf, die günstige Sauerstoffbedingungen aufweisen (WESENBERG-LUND 1943). Manche Pflanzen assimilieren auch unter Eis und liefern damit den nötigen Sauerstoff.

b) Speicherung einer größeren Luftmenge: Die Hydrophilidae und Corixidae bilden zu Anfang der Überwinterung größere Luftblasen als im Sommer. Einige Gyrinidae überwintern in langsam fließenden Gewässern. Sie sitzen inmitten von erbsenförmigen Luftblasen, die von Wasserpflanzen festgehalten werden (WESENBERG-LUND 1943).

c) Ausweichen auf Entwicklungsstadien mit Hautatmung: *Notonecta lutea* O.F.M. überwintert im Gegensatz zu *N. glauca* als Ei. Bei manchen Dytisciden überwintern die Larven (Gattung *Agabus*). Sie haben eine leuchtend weiße Bauchseite, unter der sich ein dichtes Tracheenetz befindet (WESENBERG-LUND 1943, GALEWSKI 1971). Bei der Corixidengattung *Sigara* überwintern die Larven des ersten Stadiums. Die Stigmen sind noch geschlossen, und die Tiere atmen durch die zarte Haut (WESENBERG-LUND 1943).

d) Aktive Herabsetzung der Stoffwechselintensität: Einige von BALFOUR-BROWNE (1950) gehaltene Exemplare von *Dytiscus lapponicum* GYLL. vergruben sich im Oktober im Schlamm und blieben dort regungslos bis zum folgenden März. Sie machen offensichtlich eine Diapause durch.

Im Laufe meiner Untersuchungen zur Biologie von *Plea minutissima* LEACH, einer 2 2,5 mm langen Wasserwanze (Abb. 1), machte ich auch Beobachtungen zur Überwinterung. Das Interesse daran wurde durch eine Arbeit von GITTELMANN (1975) geweckt, der herausfand, daß die nordamerikanische Pleiden-Art *Neoplea striola* FIEBER bei niedrigen Temperaturen (ca. 10 Grad Celsius) zu Boden sinkt und dort regungslos den Winter verbringt. Die nachfolgenden Beobachtungen zeigen, daß dieser Überwinterungsvorgang komplizierter ist als von GITTELMANN dargestellt und daß *Plea* eine interessante Anpassung an die Sauerstoffverhältnisse im Winter zeigt, die bei keinem anderen Wasserinsekt beobachtet wurde.

2. Lebensweise von Plea minutissima LEACH

Plea minutissima (=*leachi*, =*atomaria*, siehe KERZHNER 1977) ist der einzige europäische Vertreter der Familie Pleidae. Weltweit findet man etwa 30 *Plea*-Arten, die auf allen Kontinenten vorkommen.

Die Pleiden, auch Zwergrückenschwimmer genannt, sind Bewohner pflanzenreicher Weiher und Teiche (Abb. 2), wo sie sich vorzugsweise in geringer Tiefe aufhalten (GITTELMANN 1974). Die nordamerikanische Art *Plea striola* (= *Neoplea striola*) wurde allerdings (ELLIS 1965) auch im fließenden Wasser

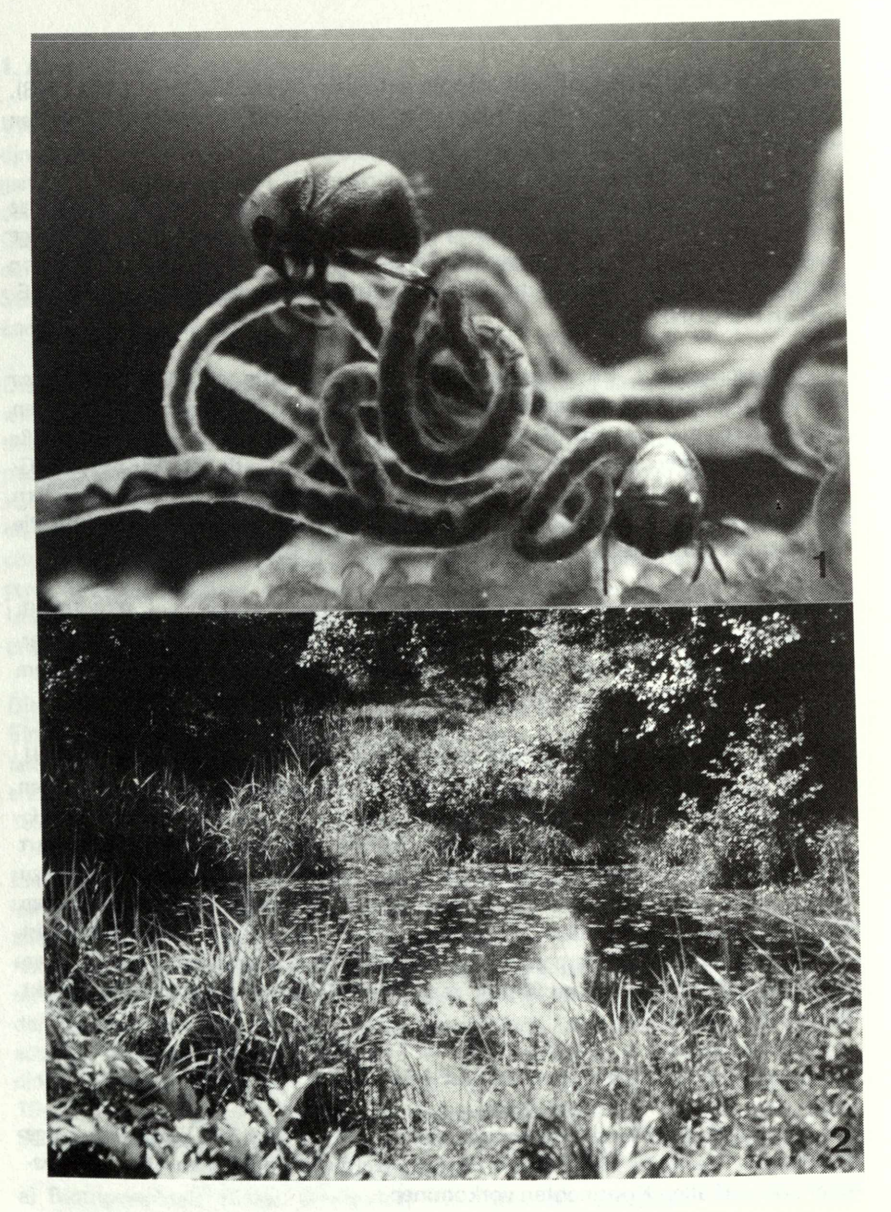


Abb. 1 (oben): *Plea minutissima* LEACH. Das linke Tier saugend an *Tubifex* sp. Körperlänge zirka 2 bis 2,5 mm.
Abb. 2 (unten): Teich an der Riedwiese in Frankfurt am Main. Typischer Lebensraum von *Plea minutissima*.

gefunden. Inzwischen kann ich eine solche Beoachtung auch für *Plea minutissima* bestätigen. Mitte Mai fand ich mehrere Exemplare an den pflanzenlosen, kiesigen Ufern des Flußes Gardon in der Provence, Frankreich.

Zwergrückenschwimmer sind gewandte und schnelle Schwimmer (griech. pleo = schiffen, schwimmen, segeln), die aber die meiste Zeit regungslos an den Wasserpflanzen sitzen. Während ihre nächsten Verwandten, die Rückenschwimmer (Notonectidae), vorwiegend an der Wasseroberfläche jagen, erbeuten die Zwergrückenschwimmer vorbeischwimmende Wassertiere wie Daphnien, Ostracoden oder Mückenlarven von ihrem Sitzplatz aus. Die Fortbewegung erfolgt mit Hilfe der gleichzeitig schlagenden, stark behaarten Hinterbeine. Bedingt durch die große ventrale Luftblase, die von wasserabstoßenden Haaren festgehalten wird, schwimmen Pleiden auf dem Rücken und sind überkompensiert, das heißt leichter als Wasser. Sie müssen sich deshalb an Wasserpflanzen festhalten, um nicht nach oben zu treiben. Die Luftblase dient als Luftspeicher und als physikalische Kieme (siehe Kapitel 4).

Die Zwergrückenschwimmer verlassen von Zeit zu Zeit das Wasser, um sich mit dem Sekret der Metathorakaldrüse einzureiben. Dieses Sekret enthält unter anderem Wasserstoffperoxid, das Bakterien und Pilze, die sich an der Körperoberfläche festsetzen, abtötet (MASCHWITZ 1971).

Plea minutissima hat im Gegensatz zu *Plea striola* gut entwickelte Flügel. Die einzigen Angaben zu fliegenden Pleiden stammen von WEFELSCHEID (1912). Er berichtet von Museumsexemplaren von *Plea* spec., die nachts an Lampen gefangen wurden. Ein Tier fand man in Batavia, das andere in der Nähe des Tschadsees am 13. April 1909. COBBEN (1968) sezierte im Juni einige *Plea*-Weibchen und fand bei ihnen zurückgebildete Ovariolen und eine vollentwikkelte Flügelmuskulatur. Bei anderen Weibchen entdeckte er dagegen zurückgebildete Flügelmuskulatur und voll ausgebildete Reproduktionsorgane. Er vermutete, daß *Plea* bei Bedarf auf das Flugstadium umschalten kann, und zwar auf Kosten der Oogenesis.

Läßt man das Wasser in einem Gefäß, in dem sich Zwergrückenschwimmer befinden, verdunsten, dann fliegen sie nicht weg. Einige *Plea* lebten wochenlang im feuchten Schlamm-Fadenalgen-Gemisch, wo sie die Zeit regungslos verbrachten. Dies scheint auch im Freiland vorzukommen. In Karpfenteichen, die beim Abfischen trockengelegt worden waren, fand ich kurz nach der Auffüllung mit neuem Wasser wieder große Mengen von Zwergrückenschwimmern vor.

Während der Begattungszeit, Mitte Mai bis Mitte Juli, klammern sich die etwas kleineren Männchen zur Kopula schräg auf den Weibchen fest. Möglicherweise steht die beobachtete Stridulation im Dienste der Fortpflanzung.

Die Töne werden durch eine nickende Bewegung des Kopfes und des Prothorax, die zusammen verwachsen sind, erzeugt. Ein Chitinvorsprung des Prothorax wird dabei in der Striegelfläche des Mesothorax hin und her gerieben. Sowohl die Fähigkeit zur Stridulation als auch der Besitz eines Tympanalorgans (Hörorgans) sind beiden Geschlechtern eigen (WEFELSCHEID 1912).

Die Eier werden mit Hilfe eines kurzen Legestachels ins Pflanzengewebe eingestochen (Abb. 3). Drei Wochen später kommen die Larven hervor. Die postembryonale Entwicklung dauert etwa eineinhalb Monate, wobei die ersten der insgesamt fünf Larvenstadien stark dorsiventral abgeflacht und breit gebaut sind (Abb. 4). Die Larven häuten sich zur Imago von August bis etwa Ende September. Es kommt nur eine Generation pro Jahr vor.

3. Überwinterung

3.1. Freilandbeobachtungen

Bei regelmäßigen Kontrollen zweier Teiche an der Riedwiese in Frankfurt am Main fand ich Mitte November die letzten Zwergrückenschwimmer im freien Wasser. Gegen Ende Dezember wurde eine Schlammprobe aus der oberen Schicht eines Teiches entnommen und in ein mit Wasser gefülltes Aquarium überführt. Am nächsten Morgen schwammen zwei Zwergrückenschwimmer im Wasser des Aquariums. Die erste Teichkontrolle im Frühjahr fand am 11. März statt. Zu diesem Zeitpunkt herrschte schon seit Tagen eine ungewöhnlich warme Witterung. Das Thermometer zeigte eine Lufttemperatur von 17 Grad Celsius an, die Wassertemperatur betrug in den einzelnen Teichen 11-13 Grad. In etwa einer Viertelstunde konnte ich in einem Teich, bei einer Wassertemperatur von 11 Grad, vierzig Pleiden fangen. Die meisten hatten eine voll ausgebildete Luftblase, bei einigen reichte sie nicht ganz bis zum Abdomende. Zwei Wochen später fand ich bei schlechter Witterung nach längerer Suche nur zwei Tiere im freien Wasser des gleichen Teiches. Größere Mengen von Pleiden kamen dann Mitte bis Ende April zum Vorschein. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch WEFELSCHEID (1912). Nach seinen Angaben dauert die Winterruhe von Mitte Dezember bis Anfang Mai. Im November fand er freischwimmende Tiere unter der Eisdecke. Die letzten Pleiden registrierte er Mitte Dezember. Am 13. und 14. April, an zwei warmen Tagen, fand er drei im Wasser schwimmende Exemplare, aber erst am 9. Mai kamen weitere Tiere zum Vorschein, und zwar in größerer Anzahl.

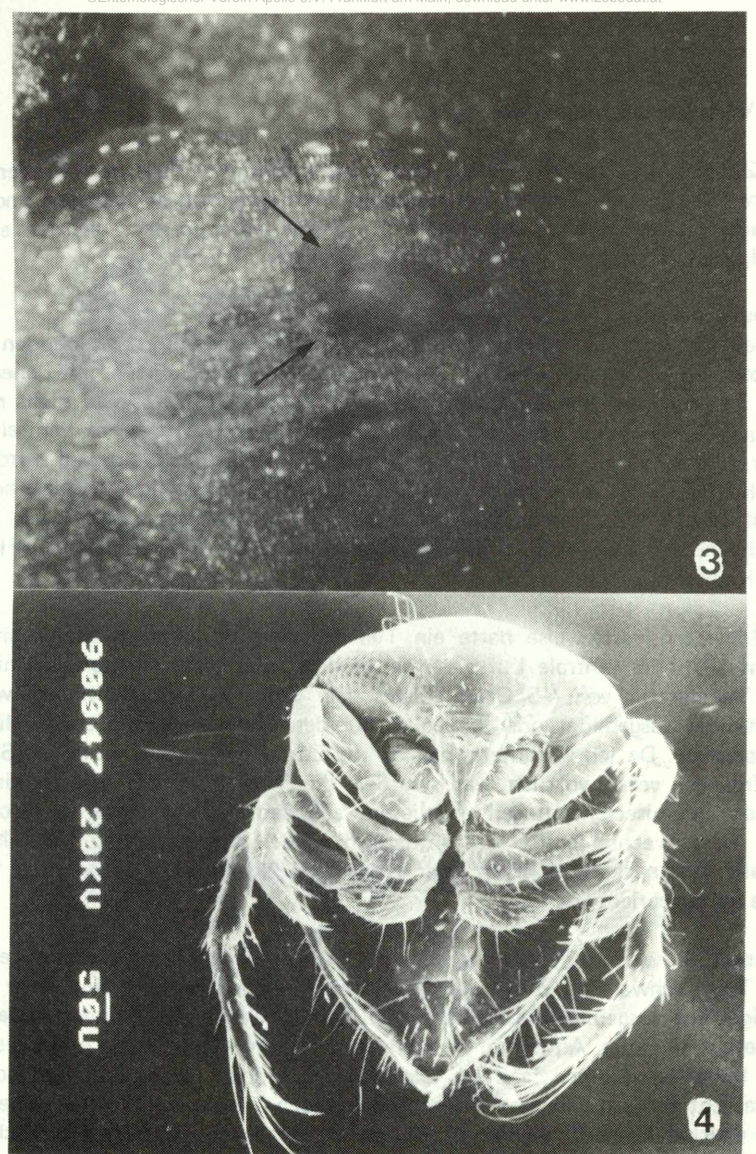


Abb. 3 (oben): Ei von *Plea minutissima* LEACH (Länge 0,6 mm), eingestochen in *Lemna trisulca* L. (Pfeil). Links sind die Augen des entwickelten Embryos zu sehen.

Abb. 4 (unten): Erstes Larvenstadium von *Plea minutissima*, Ventralansicht. Schwächer behaart als Imagines. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, Maßstab im Bild (hier 50 Mikrometer).

3.2. Versuche zur Überwinterung

Ab 22. Oktober wurden vierzig Zwergrückenschwimmer aus dem Freiland in einem ungeheizten Zimmer bei normalen Lichtverhältnissen gehalten und am 9. Januar in den Kühlschrank gestellt. Im Gefäß befanden sich außerdem einige Zweige der Wasserpest und Schlammröhrenwürmer (*Tubifex* spec.).

Es wurden folgende Beobachtungen gemacht:
a) Bei der ersten Kontrolle am 16.1. lagen alle Tiere am Aquarienboden und zeigten nur bei Erschütterungen langsame Schwimmbewegungen, mit denen sie ihre Position aber kaum veränderten. Die ventrale Luftblase war nicht mehr vorhanden. Im Binokular konnte man feststellen, daß der Thorax ventral von einer dünnen, silbrig glänzenden Luftschicht bedeckt war. Kurz darauf wurde an den beiden Körperseiten zwischen Pro- und Mesothorax je eine Luftblase ausgestülpt, so daß der Thorax bald von einer dicken Luftblase bedeckt war. Vergleiche auch hierzu Abb. 5 über die Verhältnisse bei *Neoplea striola* (FIEB.) und Kapitel 5.

b) Bemerkenswerterweise hatte ein Teil der Tiere bei einer zweiten Kontrolle am 29.1. die ventrale Luftblase neugebildet, dies trotz der konstant niedrigen Temperatur von 4-5 Grad Celsius. Die ventrale Lufthülle war entweder vollständig ausgebildet oder bedeckte nur den Thorax und die ersten Hinterleibssternite. Da ich vermutete, daß für die Zurückbildung der Luftblase Sauerstoffmangel verantwortlich war, wurden die Wasserpflanzen, die an einigen Stellen Fäulniserscheinungen aufwiesen, aus dem Wasser entfernt. Nach einem Wasserwechsel wurde das Aquarium wieder zurück in den Kühlschrank gestellt. Am nächsten Morgen lagen erneut alle Pleiden ohne die ventrale Luftblase am Aquarienboden.

c) Am 13.2. war das Wasser bis auf 1 cm im unteren Teil des Aquariums vereist. Die Tiere schwammen unter dem Eis umher und wiesen alle eine mehr oder weniger gut ausgebildete Luftblase auf. Das Eis wurde bei Zimmertemperatur aufgetaut und das Aquarium anschließend in den Kühlschrank zurückgestellt. Am folgenden Morgen fand ich alle Tiere am Boden liegend vor und konnte keine ventrale Lufthülle mehr sehen. Der Versuch wurde zwei Wochen später mit dem gleichen Ergebnis wiederholt. Bei diesen Versuchen registrierte ich auch vier im Eis eingefrorene Zwergrückenschwimmer. Nach dem Auftauen lagen sie völlig bewegungslos unter dem Binokular, so daß ich die dünne Luftschicht am Thorax mehrere Minuten lang beobachten konnte, ohne durch Beinbewegungen oder Herausdrücken von Luftblasen gestört zu werden. Von den vier Tieren überlebten drei das Einfrieren. Noch Tage später sah man am Thorax des toten Tieres die silbrig glänzende Luftschicht, in der dann matte Stellen erschienen, die sich mit der Zeit vergrößerten.

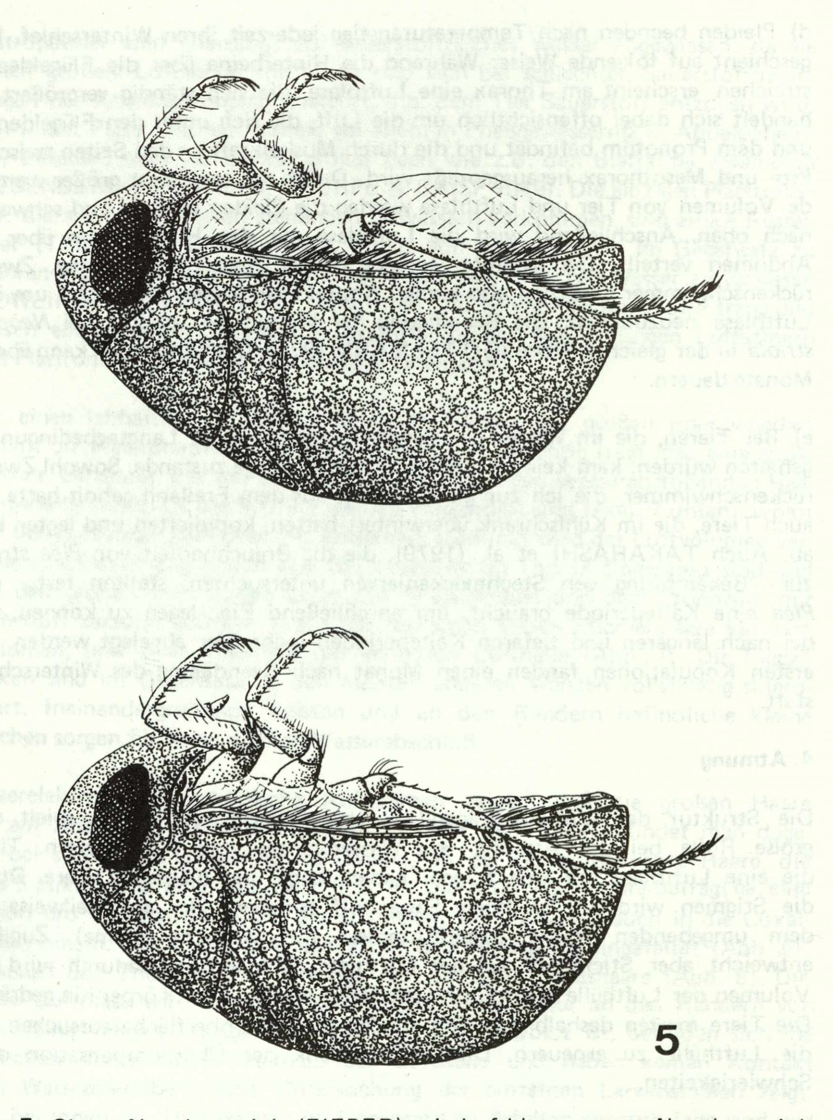


Abb. 5: Oben: *Neoplea striola* (FIEBER) mit Luftblase, unten: *Neoplea striola* während der Überwinterung. Die Lufthülle beschränkt sich auf den Thorax (nach GITTELMANN 1975). Bei echter Plastronatmung ist die Lufthülle nur etwa 5 Mikrometer dick und paßt sich der Körperoberfläche an; die zeichnerische Ungenauigkeit könnte dadurch bedingt sein, daß die von GITTELMANN beobachteten Tiere bereits wieder beim Aufbauen ihrer Lufthülle waren, auch benutzte der Autor keine Rasteraufnahmen. Vergleiche Abb. 6.

d) Pleiden beenden nach Temperaturanstieg jederzeit ihren Winterschlaf. Dies geschieht auf folgende Weise: Während die Hinterbeine über die Flügeldecken streichen, erscheint am Thorax eine Luftblase, die sich ständig vergrößert. Es handelt sich dabei offensichtlich um die Luft, die sich unter den Flügeldecken und dem Pronotum befindet und die durch Muskelkraft an den Seiten zwischen Pro- und Mesothorax herausgepreßt wird. Durch das insgesamt größer werdende Volumen von Tier und Luftblase werden die Pleiden leichter und schweben nach oben. Anschließend wird die Luftblase mit den Hinterbeinen über das Abdomen verteilt. Der gesamte Vorgang dauert etwa zwei Stunden. Zwergrückenschwimmer brauchen also keinen Kontakt zur Wasseroberfläche, um ihre Luftblase neuzubilden. Die Beendigung der Winterruhe verläuft bei *Neoplea striola* in der gleichen Weise (GITTELMANN 1975). Die Winterruhe kann über 5 Monate dauern.

e) Bei Tieren, die im Winter bei Zimmertemperatur und Langtagbedingungen gehalten wurden, kam keine Kopulation oder Eiablage zustande. Sowohl Zwergrückenschwimmer, die ich zur gleichen Zeit aus dem Freiland geholt hatte, als auch Tiere, die im Kühlschrank überwintert hatten, kopulierten und legten Eier ab. Auch TAKAHASHI et al. (1979), die die Brauchbarkeit von *Plea striola* zur Bekämpfung von Stechmückenlarven untersuchten, stellten fest, daß *Plea* eine Kälteperiode braucht, um anschließend Eier legen zu können, wobei nach längeren und tieferen Kälteperioden mehr Eier abgelegt werden. Die ersten Kopulationen fanden einen Monat nach Beendigung des Winterschlafs statt.

4. Atmung

Die Struktur der lufthüllentragenden, wasserabstoßenden Haare spielt eine große Rolle bei der Atmung von Wasserwanzen und Wasserkäfern. Tiere, die eine Luftblase mit sich tragen, haben lange und biegsame Haare. Durch die Stigmen wird der Lufthülle Sauerstoff entzogen, der aber teilweise aus dem umgebenden Wasser nachdiffundiert (physikalische Kieme). Zugleich entweicht aber Stickstoff aus der Luftblase nach außen. Dadurch wird das Volumen der Lufthülle kleiner, und die Haare werden zum Körper hin gedrückt. Die Tiere müssen deshalb von Zeit zu Zeit die Waseroberfläche aufsuchen, um die Lufthülle zu erneuern. Dies gelingt dank der Überkompensation ohne Schwierigkeiten.

Andere Verhältnisse liegen bei den sogenannten Plastronatmern vor. Sie besitzen kleine, steife Haare, die an der Spitze umgebogen sind und eine 4-6 Mikrometer dicke Luftschicht tragen. Diese Tiere sind nicht überkompensiert. Infolge ihrer Festigkeit halten die Plastronhaare dem Wasserdruck stand, damit bleibt auch das Luftvolumen konstant, und die Tiere müssen die Oberfläche nicht mehr aufsuchen (THORPE & CRISP 1947, THORPE 1950, CRISP 1964).

Plastronatmer sind allerdings auf sauerstoffreiches Wasser angewiesen, da sie keinen großen Luftvorrat mitführen und sich bei schlechten Sauerstoffbedingungen der Atmungsvorgang umkehrt, d.h. dem Tier Sauerstoff entzogen wird. Man findet Plastronatmer deshalb vor allem in Fließgewässern (z.B. Aphelocheiridae, Elmidae) oder im Litoral großer Seen wie z.B. den Blattkäfer *Haemonia* (WESENBERG-LUND 1943, THORPE & CRISP 1949). Die einzigen Plastronatmer, die auch in kleineren stehenden Gewässern vorkommen, sind einige Rüsselkäfer (THORPE & CRISP 1949). Einige von ihnen können im Gegensatz zu anderen Plastronatmern schwimmen und scheinen öfter das Wasser zu verlassen (BOWLING in HINTON 1976). Ansonsten sind sie wie *Haemonia* sehr träge und weisen einen extrem niedrigen Sauerstoffverbrauch auf. Zwischen Luftatmern und Plastronatmern gibt es verschiedene Übergänge.

Für einen lebhaften, in Teichen lebenden Räuber mit großen Energiebedarf kommt die Plastronatmung nicht in Betracht. Folgerichtig trägt *Plea* eine große ventrale Luftblase, die von ca. 100 Mikrometer langen, wasserabstoßenden Haaren gehalten wird. Da die Sternite median vorgewölbt sind (Abb. 7 unten), wölbt sich die Luftblase hoch über das Abdomen. Dadurch wird das Luftvolumen vergrößert. Während die ersten drei Stigmenpaare im Thorax eingesenkt sind und von den großen Lufträumen unter den Flügeldecken und dem Pronotum mit Sauerstoff versorgt werden, liegen die restlichen sieben Stigmenpaare auf dem Abdomen, und zwar innerhalb der ventralen Lufthülle (Abb. 7). Die Flügeldecken sind im Gegensatz zu den meisten anderen Wanzen vollständig sklerotisiert. Ineinandergreifende Leisten und an den Rändern befindliche kleine Härchen sorgen für einen dichten Wasserabschluß.

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zeigen, daß die großen Haare nur am Abdomen vorkommen (Abb. 7). Auf dem Thorax findet man dagegen bei starker Vergrößerung nur kleine, an der Spitze gebogene Haare, die etwa 5 Mikrometer lang sind (Abb. 6, 8, 9). Die Anzahl der Haare beträgt ca. eine Million pro Quadratmilimeter. Sie erstrecken sich teilweise auch in die Coxalhöhlen hinein. Die Thoraxoberfläche mit den Haaren ist eingefaltet (Abb. 6). Zwischen den Thoraxhaaren befinden sich einzelne Sinneshaare (Abb. 9). Die große Luftblase wird am vorderen Teil des Körpers nur an den Rändern von den kleinen Haaren festgehalten. Da sie stark gewölbt ist, befinden sich die restlichen Thoraxhaare innerhalb der Lufthülle und haben keinen Kontakt zum Wasserhäutchen. Eine Untersuchung der einzelnen Larvenstadien zeigt, daß bei ihnen die Thoraxhaare im Gegensatz zu Adulten genauso lang sind wie die Abdomenhaare.

Die Ausdehnung der silbrig glänzenden Luftschicht bei überwinternden Tieren stimmt überein mit dem Thoraxbereich, der von den feinen Haaren überzogen wird. Das Wasserhäutchen liegt während der Überwinterung dicht den Haaren an und folgt auch den Einfaltungen. Dadurch kommt es zu einer Oberflächenvergrößerung des Wasserhäutchens.

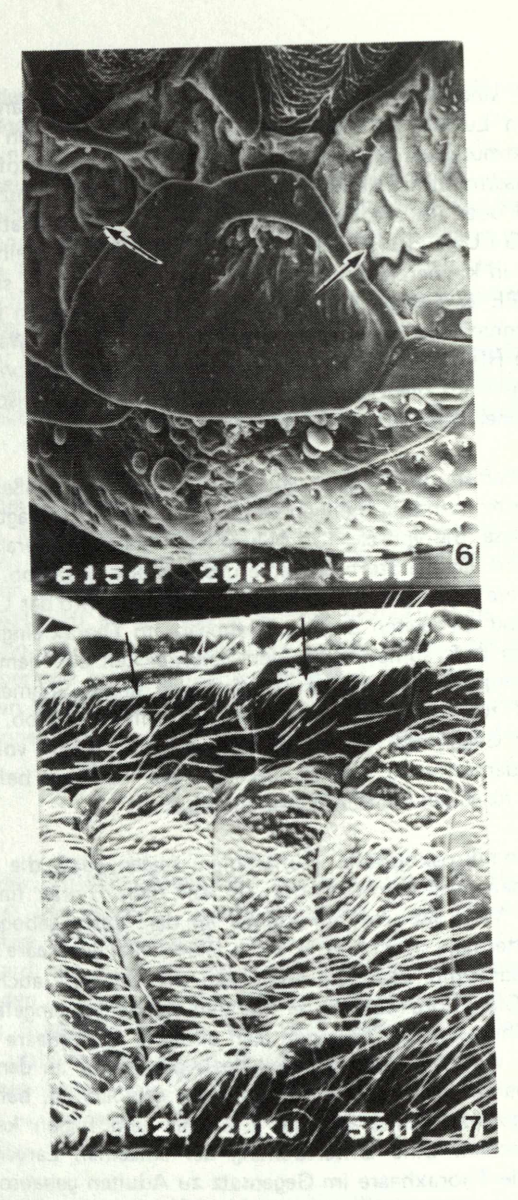


Abb. 6 (oben): *Plea minutissima* LEACH, Thoraxansicht von ventral-rechts. Oben im Bild Pro- (links) und Mesocoxa. Rechts und links (Pfeile) eingefältelte Sternitausschnitte mit Plastronhaaren (samtartig). Vergleiche Abb. 8 und 9.

Abb. 7 (unten): Linke Ventralseite des Abdomens mit langen (etwa 100 Mikrometer) wasserabstoßenden Haaren zum Festhalten der großen Lufthülle. Unten im Bild ist der mediane Kiel erkennbar, oben zwei Stigmen (Pfeile).

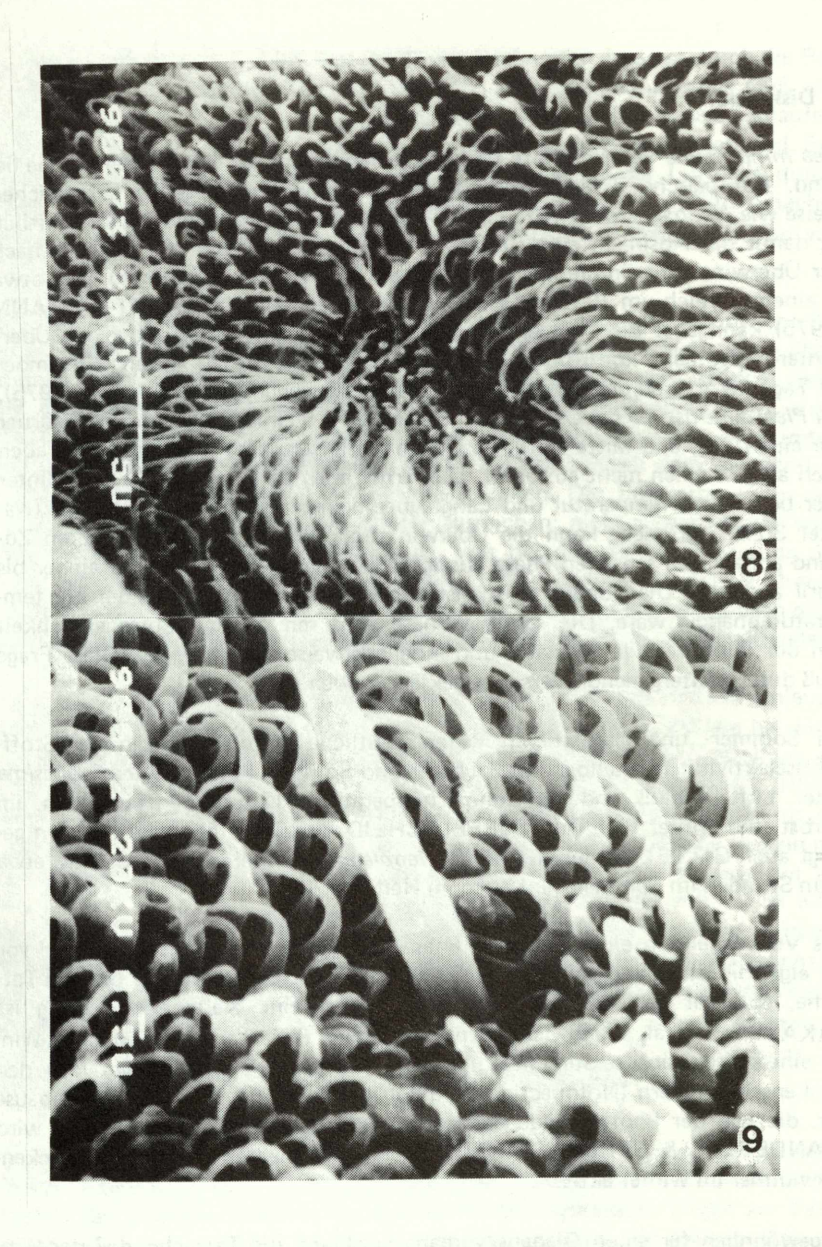


Abb. 8 und 9: Ausschnitte aus den gefältelten Sternitregionen mit Plastronhaaren der Abb. 6.
Abb. 8: Plastronhaare mit gebogener Spitze.
Abb. 9: Plastronhaare, dazwischen ein Sinneshaar.

5. Diskussion

Plea minutissima verbringt ihre Winterruhe regungslos am Grunde der Teiche liegend. Europäische Zwergrückenschwimmer überwintern also in der gleichen Weise wie *Neoplea striola* (GITTELMANN 1975). Die Reduzierung der Lufthülle, damit das Absinken zum Boden, sowie die Neubildung der Lufthülle nach der Überwinterung sind temperaturabhängig. Die kritische Temperatur liegt etwa in einem Bereich um 10 Grad Celsius. Entgegen der Ansicht von GITTELMANN (1975) kann aber die Temperatur nicht der einzige Faktor sein, der den Überwinterungsvorgang kontrolliert. *Neoplea striola* brauchte ab Anfang November 23 Tage bei 4 Grad,um in den Winterschlaf überzugehen (GITTELMANN 1975), bei *Plea minutissima* dauerte dieser Vorgang bei 4-5 Grad im Januar und Februar nur einen Tag, und Mitte April, nach dem Winterschlaf im Freiland, war er auch nach acht Wochen nicht auslösbar. Dies trifft auch für Tiere zu, die den Winter über bei Zimmertemperatur und Langtagbedingungen gehalten worden sind (Kapitel 3.2.e). Offenbar kann die Überwinterung nur in einer vom inneren Zustand abhängigen sensiblen Phase ausgelöst werden, die etwa von November bis April andauert. Die Überwinterung ist also kein passiver Vorgang, der nur temperaturabhängig wäre. Die sensible Phase wird mit hoher Wahrscheinlichkeit von der Photoperiode induziert und möglicherweise auch beendet. Diese Frage muß durch weitergehende Versuche geklärt werden.

Bei Sommer- und Herbsttieren waren deutliche Unterschiede in der Stoffwechselaktivität feststellbar. Im Frühjahr und Sommer konnte *Plea minutissima* unter Luftabschluß und bei Zimmertemperatur 9-12 Stunden überleben, im Herbst und Winter fünf Tage (WEFELSCHEID 1912). Zu ähnlichen Werten gelangt auch GITTELMANN (1975) für *Neoplea striola* bei 25 Grad Celsius: etwa neun Stunden im Sommer, fünf Tage im Herbst.

Das Vorhandensein einer sensiblen Phase, der eingeschränkte Stoffwechsel vor der eigentlichen Überwinterung, der regungslose Zustand im Winter und die Tatsache, daß vor der Fortpflanzung im Frühjahr eine Kälteperiode nötig ist (TAKAHASHI et al. 1979), führenzu dem Schluß, daß *Plea minutissima* im Winter eine echte Diapause durchmacht. Bei den nächsten Verwandten von *Plea*, den Rückenschwimmern (Notonectidae), findet man nur eine reproduktive Diapause vor, die von der Photoperiode abhängig ist und schon im Herbst beendet wird (VANDERLIN & STREAMS 1977). Im übrigen bleiben die großen Rückenschwimmer im Winter aktiv.

Ungewöhnlich für einen Diapausevorgang erscheint die Tatsache, daß der Winterschlaf jederzeit durch eine Temperaturerhöhung unterbrochen werden kann. Um diesen Vorgang verstehen zu können, muß man den Atmungsvorgang im Winter näher betrachten.

Bei tiefen Temperaturen sinkt *Plea* im Winter nach unten, bedingt durch die Reduktion der Luftblase auf den Thorax. Die Lufthüllenreduzierung muß ein aktiver Vorgang sein, weil er im Winter von einem Tag auf den anderen ablaufen kann und erst ab bestimmten, niedrigen Temperaturen in Gang gesetzt wird. Bei dieser Temperatur kommt eine so schnelle Verkleinerung der Lufthülle durch Sauerstoffverbrauch kaum in Frage. Der geschilderte Vorgang erscheint zunächst paradox, wenn man bedenkt, daß manche Wasserinsekten ihren Luftvorrat vor der Überwinterung sogar vergrößern.

GITTELMANN (1975) erklärt die Luftblasenreduzierung folgendermaßen: Bei einer Temperatursenkung wird das Wasser dichter und *Plea* damit noch überkompensierter als gewöhnlich. Zugleich wird die Effektivität der Luftblase, dank der geringeren Aktivität der Tiere und besserer Sauerstoffbedingungen, stark erhöht. Um die Überkompensation, bei der die Tiere nicht mehr nach unten schwimmen könnten, zu vermindern, wird die Luftblase mit dem Temperaturabfall schrittweise reduziert, bis die Tiere absinken. Der Luftvorrat unter den Flügeldecken soll für den ganzen Winter ausreichen; nicht ausgeschlossen wird Sauerstoffversorgung durch die Kutikula, was bei der starken Panzerung der Tiere zweifelhaft erscheint. GITTELMANN (1975) glaubt, daß auch die Thoraxlufthülle nach und nach verschwindet. Das ist nach meinen Beobachtungen nicht der Fall. Die dünne thorakale Luftschicht ist den ganzen Winter über vorhanden.

Faßt man die vorhandenen Daten zusammen, dann ergibt sich eine viel einleuchtendere Erklärung für dieses Phänomen: Die Reduktion der Luftblase hat nicht nur eine hydrostatische Funktion, sondern dient vor allem der Umstellung auf eine andere Atmungsweise, auf die Plastronatmung. Der Thorax ist den ganzen Winter über von einer dünnen, glänzenden Luftschicht bedeckt, die für ein Plastron typisch ist. Die Größe der Haare und ihre Anzahl stimmen überein mit den Daten der übrigen echten Plastronatmern. Das Plastron ist zwar nur auf den Thorax beschränkt, aber durch dessen Einfaltungen kommt es zu einer Oberflächenvergrößerung des Wasserhäutchens und damit zu einer größeren Atmungsfläche. Bei den nicht überwinternden Larven sind keine Plastronhaare vorhanden. Die adulten Pleiden sind also die einzigen bisher bekannten Wasserinsekten, die in der Lage sind, sowohl Luftblasenatmung als auch Plastronatmung einzusetzen. Mit Hilfe der Plastronatmung kann *Plea* monatelang auf dem Teichgrund liegen, ohne die Wasseroberfläche aufsuchen zu müssen.

Die Reduktion der Lufthülle erfolgt nur dann, wenn aus physikalischen Gründen Plastronatmung möglich ist, also bei niedrigen Temperaturen. Zugleich ist das Fehlen der Luftblase eine Vorbedingung für das regungslose Liegen am Teichgrund. Tiere mit einer Lufthülle sind überkompensiert und müssen aktiv zur Wasseroberfläche zur Erneuerung des Luftvorrats. Das Eintreten in die Winterdiapause ist damit eng mit der Fähigkeit zur Plastronatmung gekoppelt. Da Plastronatmer in der Regel relativ sauerstoffreiches Wasser benötigen, wird auch

verständlich, warum *Plea* bei Temperaturanstieg oder Reduktionen des Sauerstoffgehalts aus anderen Gründen ihre Winterruhe unterbricht – sie würde sonst an Sauerstoffmangel sterben. Eine Wärmeperiode im Freiland, vor dem eigentlichen Ende der Winterruhe, würde ohne Übergang zur Lufthüllenatmung viele Pleiden das Leben kosten. Freilandbeobachtungen bestätigen, daß auch dort der Winterschlaf bei Temperaturanstieg unterbrochen wird, um später bei niedriger Temperatur fortgesetzt zu werden (Kapitel 3.1.).

GITTELMANN (1975) bestreitet einen Einfluß des Sauerstoffmangels auf die Unterbrechung des Winterschlafs. Sein diesbezüglicher Versuch kann aber letztlich nicht zur Klärung dieser Frage beitragen. Er hatte zwei wassergefüllte Gefäße mit verschiedenem Sauerstoffgehalt von 2 Grad Celsius auf 24 Grad Celsius erwärmt und fand keinen Unterschied in der Temperatur, bei der die Pleiden ihren Winterschlaf unterbrachen. Der Temperaturanstieg betrug 3 Grad Celsius pro Stunde, was bedeutet, daß die Tiere allein durch die Erwärmung spätestens nach drei Stunden, bei Erreichen von 10 Grad Celsius, ihren Winterschlaf unterbrechen mußten. In so kurzer Zeit konnte sich der Sauerstoffmangel wahrscheinlich gar nicht auswirken, und seine Wirkung wurde außerdem von den Folgen der Temperaturerhöhung überdeckt. Die Faktoren Temperatur und Sauerstoffgehalt wurden nicht sauber von einander getrennt.

Der Überwinterungsvorgang bei *Plea minutissima* ist noch keineswegs in allen Einzelheiten geklärt. Die beschriebenen Beobachtungen und Vorversuche werden der Ausgangspunkt für weitere quantitative Untersuchungen sein.

Literatur:

BALFOUR-BROWNE, F. (1950): British Water-beetles, Band II. – London.

BECK, S. D. (1980): Insect Photoperiodism (2nd edition). – New York, London etc. (Academic Press).

COBBEN, R. H. (1968): Evolutionary trends in Heteroptera, pt. 2: Mouthpart structures and feeding strategies. – Medel. Landbowhogesch. **5** (Wageningen, NL).

CRISP, D. J. (1964): Plastron Respiration. – Recent Progr. Surf. Sci. **2**: 377-425.

ELLIS, L. L. (1965): An unusual habitat for *Plea striola* (Hemiptera: Pleidae). – Florida Entomol. **48**: 77

GALEWSKI, K. (1964): The hibernation of the adults of the European species of Dytiscidae (Coleoptera) out of water. – Pol. Pismo Ent. **34**: 25-40.

– – – (1971): A study on morphobiotic adaptations of European species of the Dytiscidae (Coleoptera). – Pol. Pismo Ent. **41**: 487-702.

GITTELMANN, S. H. (1974): The habitat preference and immature stages of *Neoplea striola* (Hemiptera, Pleidae). – J. Kansas Entomol. Soc. **47**: 491-503.

– – – (1975): Physical gill efficiency and winter dormancy in the pigmy backswimmer, *Neoplea striola* (Hemiptera, Pleidae). – Ann. Entomol. Soc. Amer. **68**: 1011-1017.

HINTON, H. E. (1976): Plastron respiration in bugs and beetles. – J. Insect Physiol. **22**: 1529-1550.

KERZHNER, J. M. (1977): On the scientific name of a common species of the genus *Plea* LEACH (Heteroptera, Pleidae). – Entomol. Obozr. **56**: 357-359.

MANSINGH, A. (1971): Physiological classification of dormancies in insects. – Can. Ent. **103**: 983-1009.

MASCHWITZ, U. (1971): Wasserstoffperoxid als Antiseptikum bei einer Wasserwanze. – Naturwiss. **58**: 572.

MÜLLER, H. J. (1970): Formen der Dormanz bei Insekten. – Nova Acta Leopoldina **35**: 1-27.

TAKAHASHI, R. M., STEWART, R. J., SCHAEFER, C.H., SJOGREN, R. D. (1979): An assessment of *Plea striola* (Hemiptera: Pleidae) as a mosquito control agent in California. – Mosq. News **39**: 514-519.

THIELE, H. U. (1973): Remarks about MANSINGH's and MÜLLER's classification of dormancies in insects. – Can. Ent. **105**: 925-928.

THORPE, W. H. (1950): Plastron respiration in aquatic insects. – Biol. Rev. **25**: 344-390.

– – –, CRISP, D. J. (1947): Studies on plastron respiration, 1. The biology of *Aphelocheirus* (Hemiptera, Aphelocheiridae) and the mechanism of plastron retention. – J. exp. Biol. **24**: 227-269.

– – –, – – – (1949): Studies on plastron respiration, 4. Plastron respiration in the Coleoptera. – J. exp. Biol. **26**: 219-260.

VANDERLIN, R.L., STREAMS, F. A. (1977): Photoperiodic control of reproductive diapause in *Notonecta undulata*. – Environ. Entomol. **6**: 258-262.

WEFELSCHEID, H. (1912): Über die Biologie und Anatomie von *Plea minutissima* LEACH. – Zool. Jahrb. (Syst.) **32**: 389-474.

WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten, Reprint 1980. – Braunschweig (Verl. J. Cramer).

Anschrift des Verfassers ▷

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. DAMIR KOVAČ
Fb Biologie/Zoologie
J.W. Goethe-Universität
Siesmayerstraße 70
6000 Frankfurt am Main

HINWEIS DER REDAKTION ZUR „Alten Folge"

Der Nachdruck der Alten Folge der Nachrichten des entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt, Jahrgänge 1976 – 1979, nachgedruckt 1980, ist inzwischen vergriffen. Wir planen die Herausgabe eines erneuten Nachdrucks für Ende 1982, um den vorliegenden Bestellungen entsprechen zu können. Um die benötigte Auflagenhöhe abschätzen zu können, bitten wir alle Leser, die am Reprint 1982 interessiert sind, sich an KLAUS G. SCHURIAN zu wenden (Adresse siehe Innenseite des Umschlags).

Das Redaktionskomitee

KLEINE MELDUNGEN

Europäische Dungkäfer lösen das Kuhdungproblem in Australien

Ein Problem ganz besonderer Art konnte in Australien nun mit Hilfe europäischer Dungkäfer gelöst werden. Man hatte in diesem Land bisher Schwierigkeiten mit dem Kuhmist. Während in unseren Breiten an die weichen Kuhfladen hervorragend angepaßte Dungkäfer dafür sorgen, daß diese potentiellen Seuchenherde schnell beseitigt und ihre mineralischen Bestandteile wieder in den Naturkreislauf eingeschleust werden, fehlten derartige Helfer in Australien. Es gibt zwar auch dort Dungkäfer, aber sie sind alle an die harten Kotkugeln der dort heimischen Beuteltiere angepaßt und kommen mit den weichen Kuhfladen überhaupt nicht zurecht. Sie versinken förmlich in ihnen. Die immerhin 300 Millionen Kuhfladen, die in Australien pro Tag im Schnitt anfallen, stellten daher ein ernstzunehmendes hygienisches Problem dar Nun ist es dem tasmanischen Entomologen G. F BORNEMISSZA gelungen, verschiedene europäische Dungkäferarten in Australien einzubürgern. Mit Hilfe der krabbelbeinigen Helfer könnte es so gelingen, das Kuhdungproblem unter Kontrolle zu bringen.

Quelle: G.F BORNEMISSZA; South African Journal of Science, Vol. 75, S. 257

RENATE BADER